Труды Зоологического института РАН
Том 314, № 3, 2010, с. 333–342

УДК 599.722:591.478

НОВЫЕ ДАННЫЕ О МОРФОЛОГИИ РОГА ШЕРСТИСТОГО НОСОРОГА (*COELODONTA ANTIQUITATIS* BLUMENBACH, 1799)

О.Ф. Чернова[1] и И.В. Кириллова[2 *]

[1]*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 119071 Москва, Ленинский пр. 33, Россия; e-mail: chernova@sevin.ru*

[2]*Музей Ледникового периода, 129223 Москва, Всероссийский выставочный центр, павильон 71, Россия; e-mail: ikirillova@yandex.ru*

РЕЗЮМЕ

Изучена макро- и микроструктура носового рога шерстистого носорога из коллекции Музея Ледникового периода. Прочность рога и его устойчивость к механическому воздействию обеспечена строением и креплением между собой составляющих элементов рога – филаментов. Выявлена неоднородность рога в горизонтальном сечении на разных участках. Центральная часть рога относительно более плотная и устойчивая к разрушению по сравнению с периферийной, так как составляющие ее филаменты крупнее и соединены прочнее. Сложная система обеспечения прочности и функциональности рога является адаптивной особенностью этого вида.

Ключевые слова: кератин, микроструктура, рог, филаменты, шерстистый носорог

NEW DATA ON HORN MORPHOLOGY OF THE WOOLLY RHINOCEROS (*COELODONTA ANTIQUITATIS* BLUMENBACH, 1799)

O.F. Chernova[1] and I.V. Kirillova[2*]

[1]*Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Leninsky Pr. 33, 119071 Moscow, Russia; e-mail: chernova@sevin.ru*

[2]*Ice Age Museum, All-Russian Exhibition Centre, Bld. 71, 129223 Moscow, Russia; e-mail: ikirillova@yandex.ru*

ABSTRACT

Macro- and microstructure of the Woolly Rhinoceros nasal horn from the collection of the Ice Age Museum was studied. The horn strength and resistance to mechanical damage is provided by the specific structure and connection between unique keratin compartments of the horn, the filaments. The heterogeneous structure of the horn was revealed in the horizontal section at different points. The central part of the horn is denser and more resistant to fracture compared with the peripheral one, and its filaments are larger and stronger united. The complex system ensuring the safety and functionality of the horn is an adaptive feature of this species.

Key words: keratin, microstructure, horn, filaments, Woolly Rhinoceros

* *Автор-корреспондент / Corresponding author*

ВВЕДЕНИЕ

Рога шерстистого носорога (*Coelodonta antiquitatis* Blumenbach, 1799) – специфические палеонтологические объекты, до недавнего времени ограниченно используемые при изучении биологии этого вида и воспринимаемые как сопутствующий материал, не имеющий самостоятельной научной ценности. Почти все находки рогов происходят из многолетнемерзлых пород, которые способствуют сохранению кератиновых образований и мягких тканей организма. Вне зоны распространения мерзлоты найдены только 2 экземпляра в озокеритовых отложениях (также способствующих консервации тканей) возле украинского села Старуня.

Первое научное описание привезенных из Сибири рогов этого зверя сделано во второй половине XVIII века Палласом (Pallas 1769). Им же был введен термин «филамент» для обозначения структурной единицы, образующей рог. Серия носовых рогов шерстистого носорога из коллекции Зоологического музея в Санкт-Петербурге впервые была изучена, а результаты опубликованы Брандтом (Brandt 1849). Брандт считал, что плоская форма рогов ископаемого носорога есть результат мацерации, а при жизни они были округлыми в сечении. Однако другие ученые того времени принимали уплощенную форму рогов шерстистого носорога за естественную (Eichwald 1835; Schrenck 1880, цит. по: Fortelius 1983). Эйхвальд (Eichwald 1835) связал поперечные слои на рогах с годовым приростом.

Исследование рогов шерстистого носорога возобновилось во второй половине XX века. В.Е. Гарутт с соавторами (1970) обратили внимание на специфическую прижизненную стертость переднего рога шерстистого носорога. Они пришли к выводу, что рог, наряду с копытами, служил зверю для добывания пищи из-под снега, так как с его помощью носорог разгребал снег, используя боковые движения головой. Еще раньше это отмечал Хаасе (Haase 1914, цит. по: Fortelius 1983).

Финский палеонтолог Фортелиус (Fortelius 1983) провел тщательный анализ морфологии переднего рога из коллекции Палеонтологического музея Хельсинского университета. Он представил обзор тематической литературы, обсудил различия носового и лобного рогов, интерпретировал форму носового рога, его назначение и рост, поддержал точку зрения об исходно уплощенной форме носового рога и отметил справедливость мнения своих предшественников об его использовании для разгребания снега. Кроме того, Фортелиус подчеркнул значение рога для выживания зверей в условиях ледникового периода и предположил, что половой диморфизм в размерах рогов у шерстистого носорога был более выражен, чем у современных видов носорогов. Вслед за другими исследователями он счел поперечные слои тканей рога годовыми приростами.

Рогам шерстистого носорога посвятила специальные работы Н.В. Гарутт (1995, 1998, 2001; Garutt 1998). Она исследовала их размеры и внешнюю морфологию, определила критерии различения передних и задних рогов молодых особей; выявила в сборах Палласа рога африканских носорогов, которые были приняты Брандтом за полностью сохранившиеся рога шерстистого носорога; вслед за предшественниками интерпретировала поперечную слоистость тканей рога как показатель сезонности его роста; особенности морфологии переднего рога связала с адаптацией к среде обитания. По результатам тафономической оценки рогов разной степени мацерации Н.В. Гарутт предположила неоднородную плотность вещества рога.

Заметным этапом в изучении рогов шерстистого носорога стала работа, посвященная изучению их микроструктуры (Чернова и др. 1998). Основой для нее послужили имеющиеся данные о строении рогов современного носорога, а также других кератиновых производных кожи млекопитающих (Earland et al. 1962; Ryder 1962); шерстистый же носорог был исследован впервые. Сравнительный анализ архитектоники волос и рогов шерстистого, *Coelodonta antiquitatis*, и современного черного носорога, *Diceros bicornis* (Linnaeus, 1758), рогового чехла копыт лошади, *Equus caballus* (Linnaeus, 1758), пластины цедильного аппарата (уса) серого кита, *Eschrichtius gibbosus* (Erxleben, 1777) выявил наибольшее сходство в строении и размерах филаментов между китовым усом и рогом шерстистого носорога. Исследователи пришли к выводу, что сходство у столь таксономически далеких групп функционально по сути и конвергентно по форме морфологической реализации (Чернова и др. 1998). Из всех млекопитающих только у носорогов и усатых китов кератиновые образования приобрели значение самостоятельных органов.

К 1995 г. имелись данные всего о 30 экземплярах рогов шерстистого носорога (Гарутт Н. 1995) в коллекциях музеев России; к 1998 г. – примерно о 40 экземплярах, в основном носовых (Чернова и др. 1998). Самая крупная в России серия рогов носорога находилась в то время в Зоологическом институте РАН (Санкт-Петербург, ЗИН). До конца XX века находки рогов были очень редки, но в XXI веке их число в музейных коллекциях достигло многих десятков; немаловажную роль в этом сыграл палеонтологический бизнес и частное коллекционирование. Самая представительная коллекция, формирование которой в 1995 г. начал Ф.К. Шидловский, хранится в Музее Ледникового периода (далее – МЛП). Сейчас она включает около 30 целых и фрагментированных рогов шерстистого носорога, в том числе 20 уникальных по тем или иным параметрам (сохранность, размеры, комплектность, морфология и др.).

Новые поступления рогов шерстистого носорога в коллекцию Музея Ледникового периода позволяют расширить представление о строении этого уникального кератинового образования, что и является целью настоящего исследования.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Основным объектом и даже причиной данного исследования послужил фрагмент переднего рога шерстистого носорога, коллекционный номер F-23 (экземпляр из МЛП). На поперечном срезе задней поверхности этого образца визуально была замечена неоднородность образующих рог филаментов в центре и по периферии. Для подтверждения и объяснения обнаруженного явления потребовался анализ архитектоники рога. Для сравнительного анализа были использованы относительно целые рога F-2528 (экземпляр из МЛП) и № 165-075 (экземпляр из Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, ИПЭЭ РАН). В тексте указанные образцы обозначены как образец 1 (F-23), образец 2 (F-2528) и образец 3 (165-075).

Образец 1. Дистальный фрагмент носового рога шерстистого носорога хорошей сохранности (Рис. 1). Происходит из долины р. Пантелеиха в районе пос. Черский (Нижняя Колыма), золотоносный прииск «Древний». Он представляет собой вершину носового рога шерстистого носорога, в подошве основания хорошо заметны неровности микрорельефа (за счет слома филаментов). Сама подошва имеет естественную вогнутую форму. Число пар слоев регулярного прироста составляет 9. Размеры образца: расстояние от средней точки основания до вершины – 40 см, ширина основания в передне-заднем направлении – около 14 см. В задней части основания рога А.В. Шер взял продольно-поперечный спил для анализа ДНК. Для изучения микроструктуры по уже имеющимся взаимно перпендикулярным срезам были сделаны спилы поперек и вдоль волокон филаментов толщиной около 4 мм и размерами около 30×20 мм каждый.

Образец 2. Носовой рог хорошей сохранности. Происходит с правобережья р. Чукочья. Рог в значительной мере сохранил свою целостность, однако начавшееся разрушение боковых пластов филаментов обнажило латерально уплощенную срединную часть, которая выступает наружу в задней его части. Размеры образца: расстояние от средней точки основания до вершины – 86 см, ширина основания – 28.8 см.

Образец 3. Носовой рог. Сохранность средняя, от рога осталась только центральная часть, вершина утрачена. Рог отличает уникальная прижизненная стертость передней поверхности и размеры. Морфология рога подробно описана в работе Черновой с соавторами (1998). Размеры образца: расстояние от средней точки основания до вершины – 106 см, ширина основания – около 22 см.

Микроструктура рога (образец 1) исследована с помощью сканирующего электронного микроскопа JSM 840A (Япония) с использованием обычных методов препарирования и получения электронограмм (см. Соколов и др. 1988). Пробы взяты рядом со спилом, так как при выпиливании фрагмента фрезой зубоврачебного бора поверхность рога оплавилась, и его микроструктура стала плохо различимой. Проведено сравнение полученных данных с результатами более раннего исследования (Чернова и др. 1998).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В целом микроструктура изученного рога (образец 1) сходна с ранее описанной у носового и лобного рогов (образец 3), найденных на Яно-Колымской низменности в Якутии в 1988–1989 гг. (Чернова и др. 1998). Все три рога состоят из трубочек – «филаментов», ориентированных вдоль длинной оси рога и помещающихся в ячеи

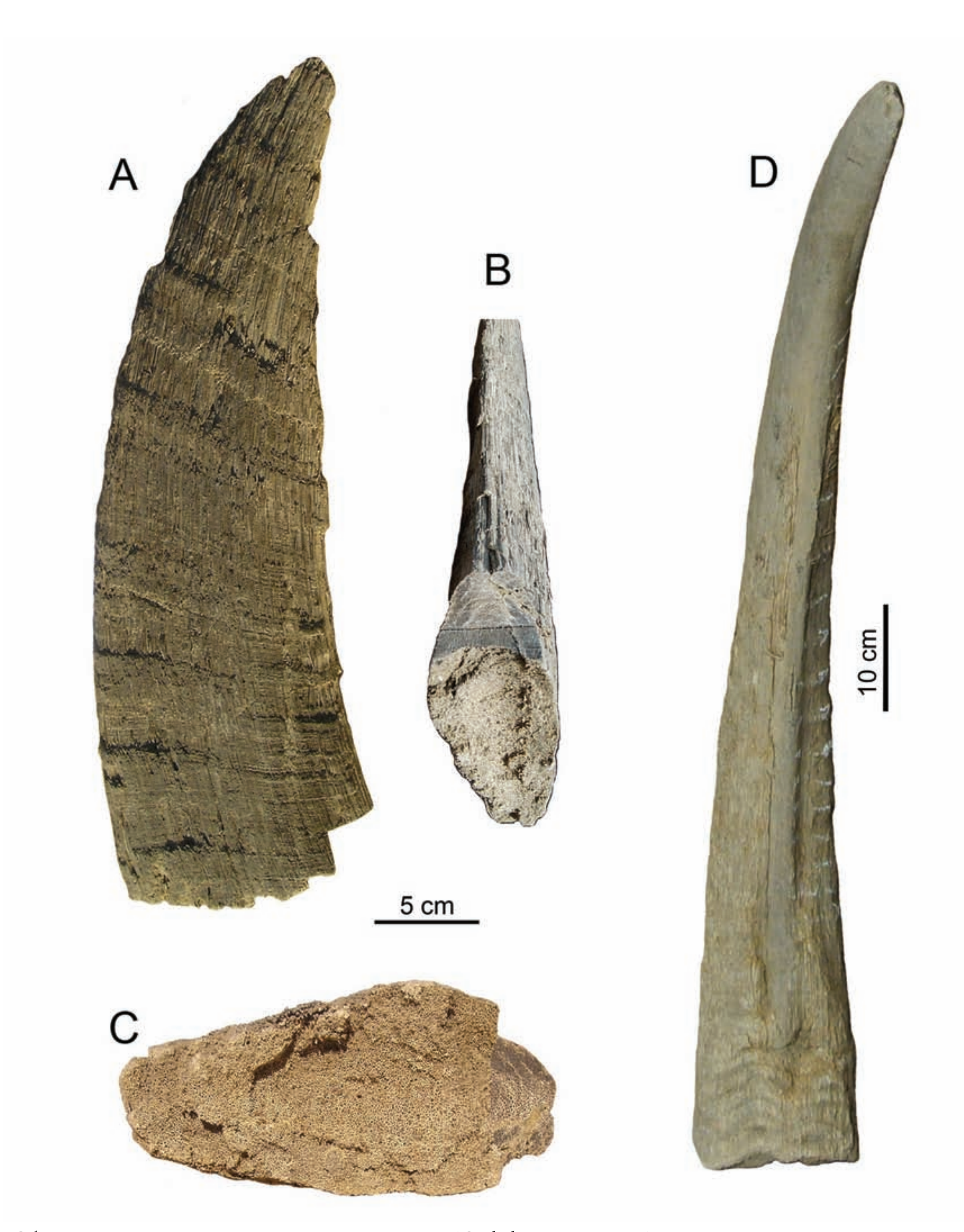


Рис. 1. Общий вид носовых рогов шерстистого носорога (*Coelodonta antiquitatis*) из коллекции Музея Ледникового периода (МЛП): A–C – носовой рог МЛП F-23 (образец 1): A – левая латеральная сторона; B – вентральная сторона от основания рога: видны продольное и поперечное сечения от спила, взятого для изучения; C – пористая подошва основания на границе слоев регулярного прироста (в данном случае – также место слома); D – носовой рог МЛП F-2528 (образец 2), вид сзади: видно выступающее срединное уплотнение. Масштабные линейки: A–C – 5 см; D – 10 см.

Fig. 1. The horns of the Wooly Rhinoceros (*Coelodonta antiquitatis)* from the Ice Age Museum (IAM):
A–C – horn IAM F-23 (specimen 1): A – left lateral side; B – ventral side of the horn base: longitudinal and transversal sections of the horn are shown; C – the porous “sole” of the horn base in a place of growing layer’s boundary (in this case – it is also a place of natural break); D – horn IAM F-2528 (specimen 2), back view: the prominent central hardening is visible. Scale bars: A–C – 5 cm; D – 10 cm.

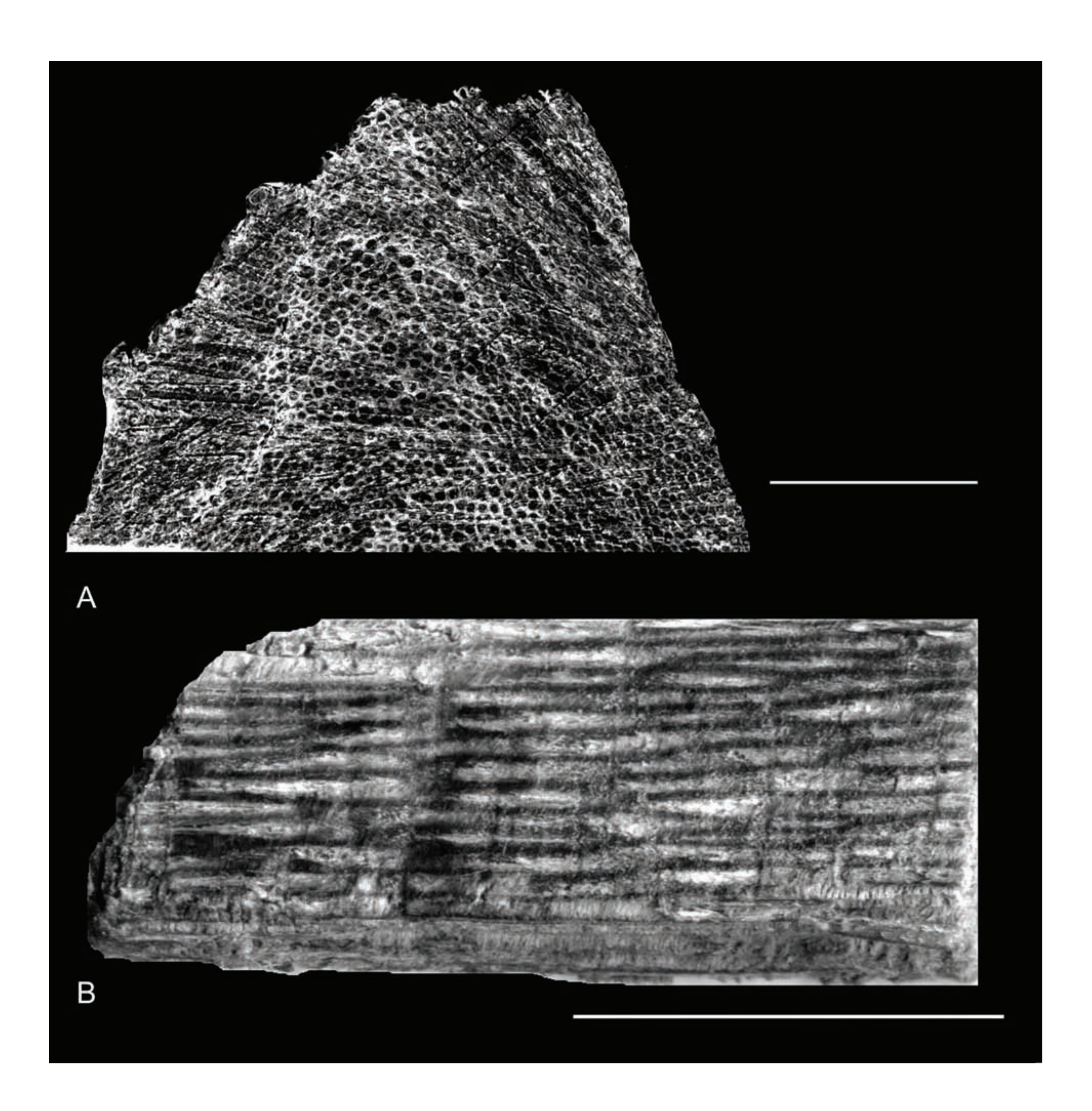
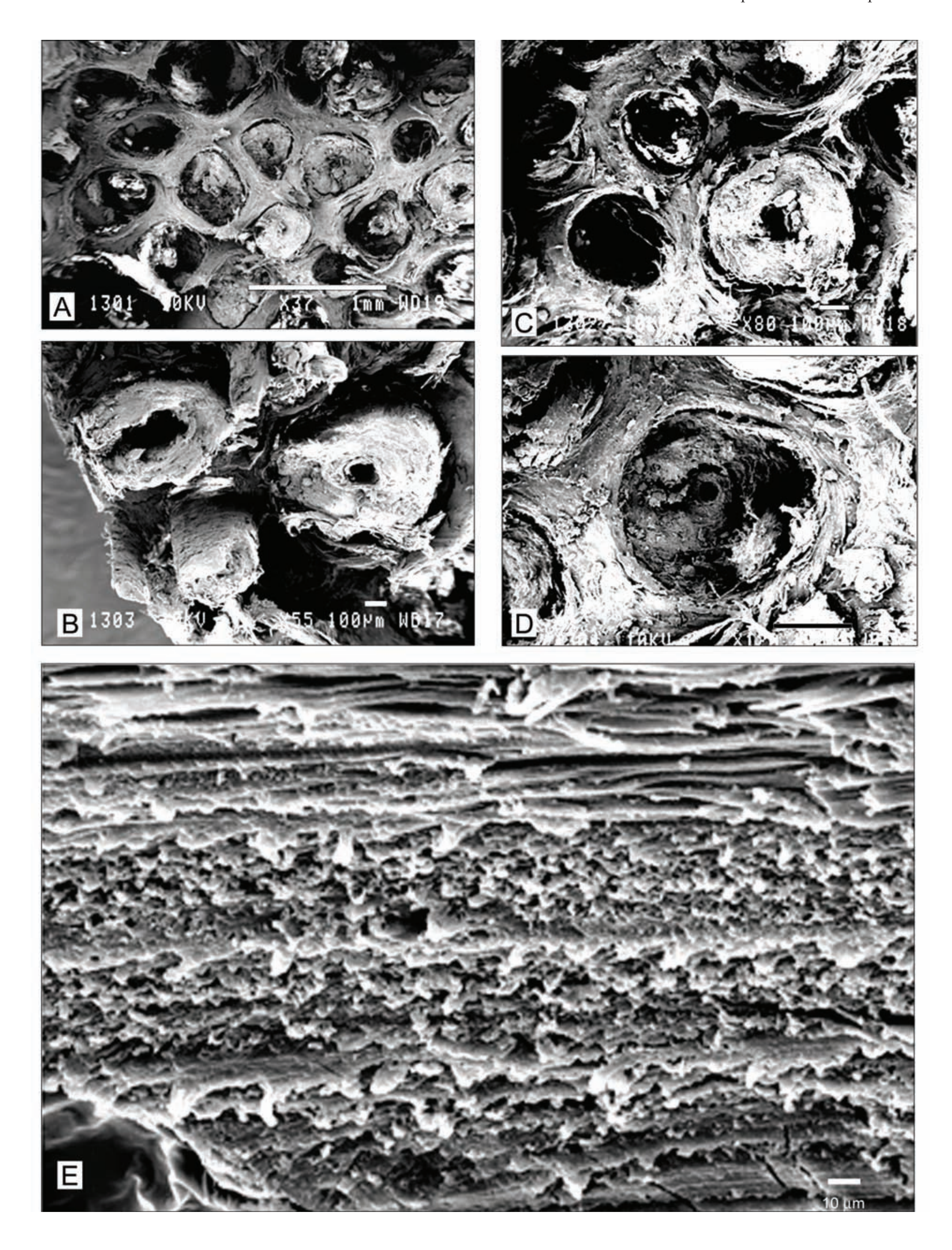


Рис. 2. Поперечный (A) и продольный (B) спилы дистальной части носового рога шерстистого носорога (*Coelodonta antiquitatis*) МЛП F-23 (образец 1). Тотальные препараты. Масштабные линейки: 1 см.

Fig. 2. Transversal (A) and longitudinal (B) sections of a distal part of the horn of the Wooly Rhinoceros (*Coelodonta antiquitatis)* IAM F-23. Total preparations. Scale bars: 1 cm.


A
X37
1mm
B
1303
100μm
WD17
C
X80
D
E
10 µm

роговой основы – «матрикса». Как и у рогов образца 3, размеры поперечников филаментов рога образца 1 отличаются сильной вариабельностью. Причем более мелкие филаменты (200–300 мкм, против 64–180 мкм у образца 3) характерны для периферийной части рога, а более крупные (500–600 мкм, против 200–440 мкм у образца 3) – для его центральной области (Рис. 2А), что четко подразделяет массу рога на две разнородные области.

Форма филаментов, судя по их поперечникам и продольному срезу (Рис. 2, 3A–D), изменяется от правильной цилиндрической до немного уплощенной четырех-пятигранной со сглаженными углами. Последние, вероятно, образовались вследствие их сдавливания в матриксе, возможно, под действием постоянной механической нагрузки, которая сильнее давила на периферийные отделы рога. Расстояние между филаментами довольно постоянно и обычно составляет 100–200 мкм (против 30–160 мкм у образца 3) в срединной части рога, но по периферии более мелкие филаменты теснее сомкнуты (Рис. 2).

Как и у образца 3 (Чернова и др. 1998), у образца 1 отдельный филамент представляет собой систему вставленных одна в другую трубочек, что показывает циркулярная слоистость их поперечников (Рис. 3A–D). Причем филаменты идут не строго параллельно друг другу и вдоль длинной оси рога, но незначительно изгибаются и образуют продольное переплетение (Рис. 2В). Центральная часть филамента представляет собой сердцевинную полость, как предполагалось нами (Чернова и др. 1998), в прижизненном состоянии заполненную васкуляризованной соединительной тканью, питающей растущий рог. Степень развития этой полости сильнее у более крупных филаментов. На продольном срезе филамента удалось обнаружить, что полость каждого из цилиндров, разделенных продольной перегородкой, заполнена губчатой массой из шишковидных утолщений, формирующих ажурное плетение (Рис. 3Е), что ранее (для образца 3) отмечено не было.

Таким образом, изучение образца 1 позволяет дополнить характеристику микроструктуры рогов шерстистого носорога:

1) Роговое вещество образовано трубочками – «филаментами», погруженными в ячеи роговой основы – «матрикса». Филаменты ориентированы вдоль длинной оси рога, но идут не строго параллельно друг другу, а незначительно извиты и переплетаются. Перегородки матрикса, разделяющие филаменты, имеют слоистую структуру и толще в центральной части рога по сравнению с периферийными. Эта особенность архитектоники рога шерстистого носорога отмечена впервые. Сходное строение филаментов описано в рогах у современного носорога (Ryder 1962) и в роговом чехле копыта лошади (Tombolato et al. 2010).

2) Толщина филаментов сильно варьирует, но минимальна по периферии рогов и максимальна в его центральной области. Эта особенность ранее была неизвестна.

3) Отдельный филамент состоит из вложенных один в другой 4–5 цилиндрических трубок разной толщины с центральной сердцевинной полостью. Полость крупнее в филаментах основания и центральной части рога, чем на его вершине и боковых сторонах, но меньше в самых тонких филаментах по сравнению с толстыми. Это свидетельствует о заполнении полости в прижизненном состоянии васкуляризованной соединительной тканью (дермальными сосочками), питающей растущий рог, что подтверждается и губчатой структурой основания рога. Подобное строение рога выявлено и у современного носорога (Ryder 1962).

4) Боковые поверхности цилиндрических слоев филамента соединены между собой каркасом из клеточных выростов, а его ребристая наружная поверхность имеет кутикулярные чешуи, входящие в пазухи боковых стенок ячей матрикса

Рис. 3. Поперечные (A–D) и продольный (E) срезы дистального отдела носового рога шерстистого носорога (*Coelodonta antiquitatis*) МЛП F-23 (образец 1): A, B – поперечные срезы центральной части; C, D – поперечные срезы на границе между срединной и периферийной частями; E – продольный срез отдельного филамента. Электронограммы. Масштабные линейки: A – 1 мм; B –100 мкм; E – 10 мкм.

Fig. 3. Transversal (A–D) and longitudinal (E) sections of a distal part of the horn of the Wooly Rhinoceros (*Coelodonta antiquitatis)* IAM F-23: A, B – transversal sections of the central part; C, D – longitudinal sections on the horn's center and periphery border; E – longitudinal section of a separate filament. SEM. Scale bars: A –1 mm; B–D –100 мкм; E – 10 мкм.



Рис. 4. Рисунок дерущихся шерстистых носорогов из пещеры Шове (из Chauvet et al. 1995).
Fig. 4. The drawing of fighting Wooly Rhinoceroses from the Chauvet Cave (from Chauvet et al. 1995).

(Чернова и др. 1998). Внутри каждого цилиндра (за исключением центрального полого) находится губчатая ткань, состоящая из множества шишковидных структур, которая, вероятно, является сердцевинным слоем в каждом цилиндре.

5) Межфиламентный матрикс значительно уплотняется по направлению от основания рога к его вершине, а волокнистая структура стенок его ячей способствует закреплению филаментов. Слоистость же матрикса и присутствие «люфта» между его слоями, вероятно, придают рогу некоторую упругость.

Сама система вложенных одна в другую цилиндрических трубок, закрепленных в матриксе, помимо рогов носорогов, отмечена в кожных роговых дериватах других млекопитающих (например, в цедильных пластинах китового уса, в копытах) и костных структурах (остеоны трубчатых костей). Она в полной мере обеспечивает выполнение ими защитных и рабочих функций, благодаря сочетанию прочности и эластичности.

Выявленные особенности микроструктуры рога сочетаются с его макроскопическим строением. Основание рога имеет неровную поверхность «подошвы», повторяющую изгиб носовых костей черепа носорога, к которым оно прилегает. Соответственно места слома рога по естественной границе прирастания также имеют изогнутые пограничные поверхности. На дистальной части рога (раньше образующейся в онтогенезе) эта поверхность имеет выпуклый рельеф, но на проксимальной части (формирующейся позже) – вогнутый. Подобная структура – «пирамида» из вложенных один в другой уплощенных трапециевидных элементов – образуется, вероятно, из-за разной относительной скорости роста топографически различных участков рога: судя по естественным сломам, она несколько выше в центральной части по сравнению с периферийной.

Действительно, установлено, что у рецентных носорогов рост рогов происходит неравномерно: внешняя передняя часть дермы формирует филаменты быстрее, чем задняя. Наименьшая скорость роста филаментов – в боковых частях, где они поднимаются не на всю высоту рога. Кроме того, боковые филаменты менее плотно скреплены между собой, они могут отслаиваться пучками даже при жизни животного (Н. Гарутт 1998, с.107). Изучение при помощи X-лучей рогов белого носорога показало, что в средней части они более уплотнены, чем по направлению к периферии (Hieronimus et al. 2006). По нашим наблюдениям сходно устроен и носовой рог шерстистого носорога. На образце 2 хорошо видно, что уплотненная средняя часть рога выступает наружу (Рис. 1D). Это произошло из-за разрушения боковых пластов филаментов.

Носовой рог шерстистого носорога, помимо защиты от врагов, турнирного орудия и показателя статуса животного, нес дополнительную функцию, не свойственную современным носорогам: с их помощью зверь разгребал снег при добыче пищи. Последнее подтверждается наглядным примером – уплощением и стертостью передней поверхности носового рога (образец 3; Чернова и др. 1998). Макро- и микроструктура рога шерстистого носорога вкупе обеспечивали высокие прочностные свойства рога, необходимые для выполнения всех этих функций.

ВЫВОДЫ

Описанные в работе черты макро- и микроструктуры рога шерстистого носорога обеспечивают прочность и упругость этого образования, способность его выдерживать большие механические нагрузки. Все элементы микроструктуры системы обладают внутренним каркасом из рогового вещества, но закреплены не жестко, а имеют некоторую степень свободы. Вложение филаментов один в другой по принципу конуса, шишковидные утолщения внутри каждого филамента способствует их надежной сцепке между собой.

Сцепление элементов макроструктуры рога обеспечивается стыковочным соединением слоев регулярного прироста; соответствием конфигурации подошвы нарастающего слоя изгибу и рельефу костей черепа; изгибанием слоев на передней поверхности рога; наличием срединного уплотнения рога, отличающегося от периферийных участков большей плотностью и устойчивостью к разрушению. Последняя особенность сочетается с дифференциацией филаментов в центральной и периферийных частях рога, что, безусловно, придавало ему прочность, необходимую для добывания пищи, конкурентоспособности и (в целом) для выживания (Рис. 4).

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Президента РФ для поддержки ведущих научных школ (НШ-7522.2010.4) и ООО «НАШ «Ледниковый период». Авторы благодарны Ф.К. Шидловскому (МЛП) за предоставление материала для исследования, Е.А. Петровой и А.Н. Тихонову (оба – ЗИН) за рецензирование работы.

ЛИТЕРАТУРА

Гарутт В.Е., Метельцева Е.П. и Тихомиров Б.А. 1970. Новые данные о пище шерстистого носорога в Сибири. В кн.: Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Гидрометеоиздат, Ленинград: 113–125.

Гарутт Н.В. 1995. Новые данные о строении рога шерстистого носорога *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799). *Цитология*, **37**(7): 608–609.

Гарутт Н.В. 1998. Новые данные о рогах шерстистого носорога. В кн.: Лазарев П.А., Боескоров Г.Г., Томская А.И., Гарутт Н.В., Васильев Е.М., Каспаров А.К. и Родионов Г.Н. Млекопитающие антропогена Якутии. ЯНЦ СО РАН, Якутск: 97–116.

Гарутт Н.В. 2001. К истории изучения шерстистого носорога *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799). В кн.: А.Ю. Розанов (Ред.). Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. ГЕОС, Москва: 22–33.

Соколов В.Е., Скурат Л.Н., Степанова Л.В. и Шабадаш С.А. 1988. Руководство по изучению кожного покрова млекопитающих. Наука, Москва, 280 с.

Чернова О.Ф., Шер А.В. и Гарутт Н.В. 1998. Морфология рогов шерстистого носорога (*Coelodonta antiquitatis*). *Зоологический журнал*, **77**(1): 66–79.

Brandt J.F. 1849. Die *Rhinocerotis antiquitatis*, seu tichorhini, seu Pallasii structura externa er osteologica observationes, e reliquiis, quae in museis Petropolitanis servantur erutae. *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de Saint-Péterbourg, Sixième série: Sciences naturalles*, **5**: 161–416, pl. I–XXV.

Chauvet J.-M., Deschamps E.B. Deschamps and Hillaire Ch. 1995. La grotte Chauvet. À Vallon-Pont-d'Arc. Postface de Jean Clottes. Seuil. Sygma Production, 120 p.

Earland C., Blakey P.R. and Stell J.G.P. 1962. Molecular orientation of some keratins. *Nature*, **196** (4861): 1287.

Eichwald E. 1835. De pecorum et pachydermorum reliquiis fossilibus, in Lithuania, Volhynia et Podolia repertis. *Verhandlungen der Kaiserlichen Leopoldinisch-Carolinischen Akademie der Naturforscher*, **17**(2): 677–760.

Fortelius M. 1983. The morphology and paleobiological significance of the horns of *Coelodonta antiquitatis* (Mammalia: Rhinoceratidae). *Journal of Vertebrae Paleontology*, **3**(2): 125–135.

Garutt N.W. 1998. Neue Angaben über die Hörner des Fellnashorns *Coelodonta antiquitatis. Deinsea*, **4**: 25–39.

Hieronimus T. L., Witner L. and Ridgely R. 2006. Structure of White Rhinoceros (*Ceratotherium simum*) horn investigated by X-ray computed tomography and histology with implications for growth and external form. *Journal of Morphology*, **267**: 1172–1176.

Hillman-Smith A.K.K., Owen-Smith N., Anderson J.L., Hall-Martin A.J. and Selaladi J.P. 1986. Age estimation of the White rhinoceros (Ceratotherium simum). *Journal of Zoology*, A, **210**: 355–379.

Pallas P.S. 1769. De ossibus Sibiriae fossilibus craniis praesertium rhinocerontum atquebuffalorum, observationes. *Novi Commentarii Academiae Scientiarum Imperialis Petropolitanae*, **13**: 436–477.

Ryder M.L. 1962. Structure of rhinoceros horn. *Nature*. **193(**4821): 1199–1201.

Tombolato L., Novitskaya E., Po-Yu Chen, Sheppard F. and McKittrick J. 2010. Microstructure, elastic properties and deformation mechanisms of horn keratin. *Acta Biomaterialia,* **6**: 319–330.

Представлена 26 февраля 2010; принята 30 августа 2010.